BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 40 — N° 5, 1968 (1969), pp. 1051-1064.

PRÉSENCE DE VARANIDAE (REPTILIA, SAURIA) DANS LE MIOCÈNE DE CATALOGNE. CONSIDÉRATIONS SUR L'HISTOIRE DE LA FAMILLE

Par R. Hoffstetter.

Introduction.

Les Squamates tertiaires d'Espagne et, d'une façon générale, ceux de la Péninsule ibérique sont encore à peine connus. Diverses mentions peuvent être relevées dans la littérature, mais beaucoup sont erronées et toutes demandent un contrôle fondé sur une étude descriptive.

S'agissant de récolte de matériel, il faut signaler tout particulièrement les travaux classiques de M. Crusafont, J. F. de Villalta et J. Truyols, visant à localiser et à exploiter des gisements de Mammifères, principalement dans le Néogène de Catalogne. Ces gisements livrent aussi, mais en moindre quantité, des restes d'Oiseaux, de Reptiles et d'Amphibiens. Des récoltes de Squamates effectuées dans le Vindobonien et le Vallésien du Vallés-Penedés, et que les auteurs ont bien voulu me soumettre, ont fait l'objet de déterminations provisoires en 1946 ; les résultats en ont été publiés par Crusafont & Villalta (1952). Elles établissent la présence à ces niveaux de représentants de 5 familles : Anguidae (*Ophisaurus*), Amphisbaenidae, Boidae, Colubridae (Colubrinae) et Viperidae (*Vipera*). Il est vraisemblable que l'absence de certains groupes, tels que les Lacertidae, les Gekkonidae et les Natricinae, est due aux conditions de fossilisation [1].

Par la suite les mêmes auteurs ont poursuivi leurs fouilles antérieures et ont en outre découvert et décrit une faune burdigalienne (Crusafont, Villalta & Truyols, 1955). Celle-ci comprend quelques Squamates dont la détermination approchée (effectuée par simple comparaison avec les fossiles des niveaux supérieurs) demande à être révisée.

Toutes ces trouvailles, et aussi celles qui concernent d'autres bassins espagnols ou portugais, méritent une étude détaillée, laquelle sera d'autant plus fructueuse qu'elle tiendra compte de la totalité des récoltes.

Cependant, dès à présent, je crois utile de décrire deux pièces récoltées dans le bassin du Vallés-Penedés et qui figurent dans le matériel que le professeur M. Crusafont Pairo (Université de Barcelone) a bien voulu me confier pour étude. Toutes deux appartiennent à la famille des Varanidae, dont la présence n'avait pas encore été établie en Espagne. L'une est un vrai *Varanus*, l'autre correspond à un genre inédit, qui apporte des données nouvelles sur l'histoire de la famille.

1. Noter d'ailleurs que les lavages effectués par T. Freudenthal dans le Miocène d'un bassin voisin (Calatayud-Daroca) ont livré de nombreux fragments de mâchoires où dominent les Scincomorphes (matériel inédit aimablement communiqué par le Dr. T. Freudentral, Université d'Utrecht).

Iberovaranus n. g.

Iberovaranus catalaunicus n. sp.

« *Ophisaurus* sp. (gran talla) » : CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS, 1955, pp. 87 et 238.
Type (et seul matériel : une vertèbre dorsale du Musée de Sabadell (sans n°), provenant du Burdigalien supérieur de Can Mas près El Papiol (Catalogne) : fig. 1.

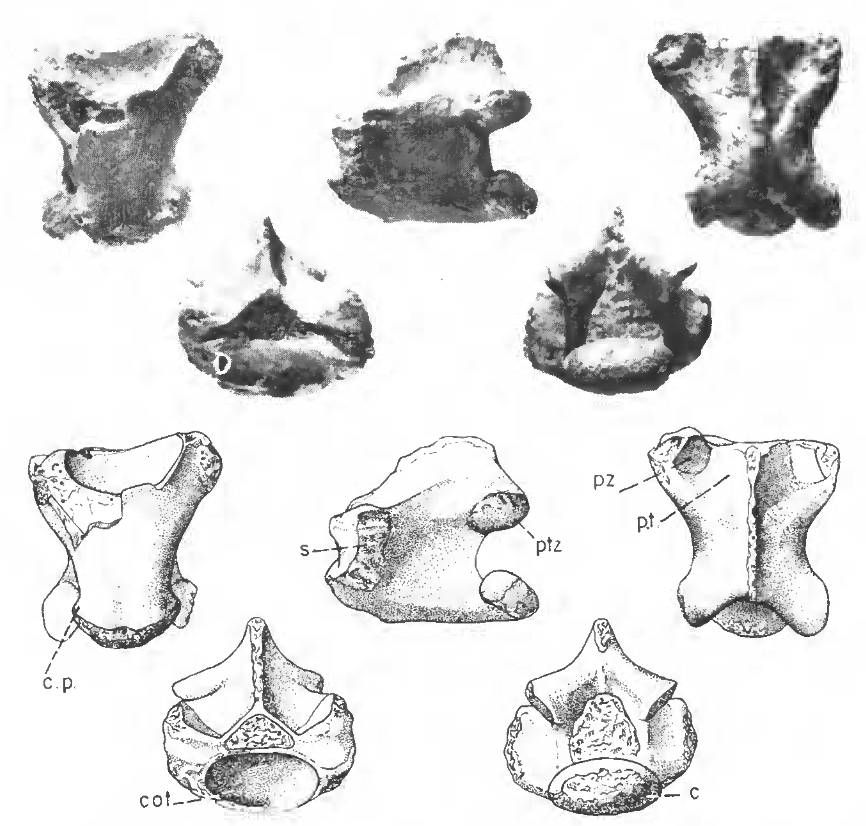


FIG. 1. — *Iberovaranus catalaunicus* nov. gen. et sp., Burdigalien supérieur de Can Mas (Vallés-Penedés). Vertèbre dorsale (*holotype*) × 2,5. Vues ventrale, latérale, dorsale, antérieure et postérieure.
c, condyle ; *cot*, cotyle ; *c.p.*, collerette précondylaire ; *p.t.*, pars tectiformis arcûs vertebrae ; *pz*, prézygapophyse ; *ptz*, postzygapophyse ; *s*, synapophyse.

La ferme de Can Mas (km 3'3 de la route de Molins de Rei à Caldes) figure sur la carte C publiée par CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS (1955). Elle se situe à 1 km au NW de El Papiol, soit environ à 13 km au S de Tarrasa et 15 km au NW de Barcelone. On y exploite des argiles dont les inférieures, de couleur

rouge-chocolat, contiennent des fossiles que les auteurs (Crusafont, Villalta & Truyols, 1955, p. 87) attribuent au Burdigalien supérieur et qu'ils identifient comme suit :

Mammifères :

Insectivora sp. I et sp. II
Prolagus vasconiensis Viret
Trilophodon angustidens (Cuvier)
Caenotherium miocaenicum Crusafont & Villalta
Euprox minimus (Toula)

Reptiles :

Parachelys catalaunica Bergounioux
« *Ophisaurus* sp. (gran talla) » [en réalité *Iberovaranus catalaunicus*]
« *Coronella* » sp. [genre à contrôler]

Mollusques :

« *Helix* » sp.

La vertèbre reptilienne (dorsale) que les auteurs avaient rapportée à *Ophisaurus*, en notant d'ailleurs sa taille « casi el doble de la del *O. fraasi* de nuestro Vindoboniense », appartient bien aux Anguimorphes, mais non aux Anguidae. Il s'agit en fait d'un Varanidé inédit, intermédiaire, morphologiquement et stratigraphiquement, entre *Saniwa* et *Varanus*.

La pièce fossile répond aux dimensions suivantes :

Longueur de l'arc neural	10,8
Longueur du centrum	11,3
Longueur de la face ventrale (bord ant. du cotyle — bord post. du condyle)	8,5
Longueur utile (fond du cotyle — bord post. du condyle)	8,2
Largeur sur les synapophyses (incomplètes)	10,5 +
Largeur sur les prézygapophyses (incomplètes)	9,6 +
Largeur minima de l'arc neural	6,0
Largeur sur les postzygapophyses	8,3
Constriction précondylaire	4,8
Largeur du condyle	5,9
Épaisseur du condyle	2,8

La face inférieure est très significative. Entièrement lisse, elle n'est pas aussi aplatie que chez *Ophisaurus* : dans sa partie antérieure, elle est convexe transversalement, comme chez les Varanidae. Le centrum, très élargi vers l'avant, montre une nette constriction précondylaire (différence avec les Anguidae) ; en arrière de cette constriction, le même centrum s'élargit quelque peu pour former, à la base du condyle, une légère collerette, comparable à celle de *Saniwa* (voir Gilmore, 1928, fig. 47 A B, p. 72 et pl. V, IX-X pour les *Saniwa* nord-américains ; voir ici, fig. 2, pour *Saniwa orsmaelensis*, du Landénien de Belgique), mais beaucoup moins nette que chez *Vatunus* (voir ici fig. 3). C'est là une disposition inconnue en dehors des Varanidae : en fait, d'autres Sauriens (*Uromastyx*, *Tupinambis*, *Necrosaurus*, etc.) possèdent une constriction précondylaire, mais elle est immédiatement suivie par un condyle dilaté transversalement, sans que le centrum lui-même s'élargisse en arrière de la constriction.

Chez *Iberovaranus*, le condyle, élargi et déprimé, regarde vers le haut. Corrélativement le cotyle échancre fortement la face inférieure du centrum et sa cavité est presque entièrement exposée en vue ventrale. Sur ce point encore, le fossile s'accorde avec les Varanidae et diffère des Anguidae.

L'arc neural est également très distinct de celui d'*Ophisaurus* : les zygapophyses sont moins transversales, la constriction médiane est moins accusée ; de plus, des bombements obliques s'étendent depuis l'arrière des facettes prézygapophysaires jusqu'au pied de la neurépine ; en arrière de ces bourrelets, l'arc neural apparaît comme gonflé, par opposition à la partie antérieure qui est déprimée de chaque côté de la crête sagittale.

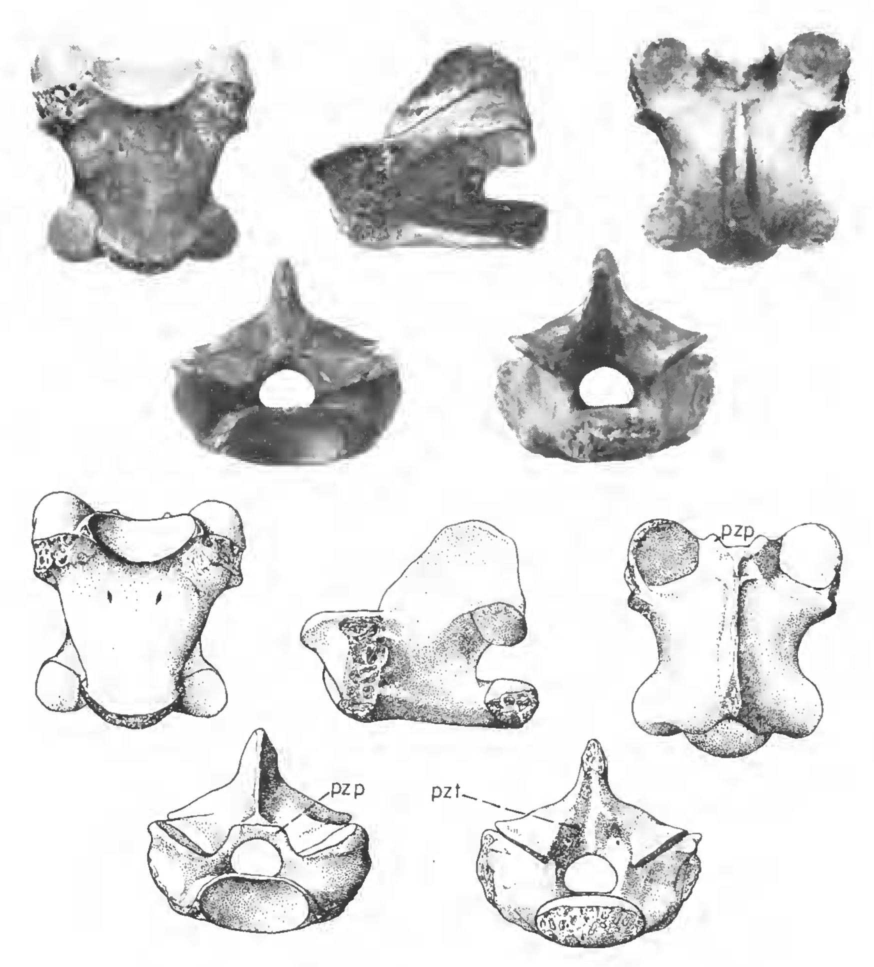


FIG. 2. — *Saniwa orsmaelensis* Dollo, Landénien supérieur de Dormaal (Belgique). Vertèbre dorsale (lot I. G. 8737 de Inst. Roy. Sc. Nat. Belg., récolte 23-I-1923, partie du matériel type de DOLLO) × 2,5. Vues ventrale, latérale, dorsale, antérieure et postérieure.
pzp, pseudozygosphène ; *pzt*, pseudozygantrum.

Par ces derniers caractères, *Iberovaranus* s'accorde au mieux avec les Varanidae. Il diffère de *Varanus* par son arc neural plus allongé et relativement plus étroit. Il se distingue aussi de *Saniwa*, notamment par l'absence d'un caractère qui a servi à définir les Saniwinae. Chez ceux-ci, en effet, GILMORE a décrit une disposition interprétée par lui comme un « zygosphène rudimentaire ». Le terme

est inexact, car le vrai zygosphène, tel qu'on l'observe notamment chez les Iguanidae, les Tejidae, les Lacertidae et les Serpents, est un tenon, *muni* de *facettes latérales*, et qui s'articule dans une mortaise (zygantrum) de la vertèbre précédente. Chez *Saniwa*, il y a bien une élévation antérieure portant deux reliefs latéraux où s'attachent des ligaments intervertébraux, mais cette élévation ne porte pas de facettes articulaires. Une telle disposition (que l'on retrouve chez *Megalania*) n'a pas du tout la morphologie ni la fonction d'un zygosphène, puisqu'elle n'assure pas une articulation supplémentaire ; je propose donc de la distinguer par un nom spécial, *pseudozygosphène* ; parallèlement, je désignerai comme *pseudozygantrum* la cavité creusée à l'arrière de l'arc neural de *Saniwa*, laquelle est également dépourvue de facettes articulaires. Revenant à *Iberovaranus*, nous constatons qu'il n'a pas de pseudozygosphène ni de pseudozygantrum. Il se distingue donc de *Saniwa*. En avant, entre les facettes prézygapophysaires, son arc neural présente une élévation tectiforme banale (pars tectiformis arcûs vertebrae, Fejérváry-Langh, 1923, fig. 33, p. 202), analogue à celle de *Varanus*.

En résumé, la vertèbre dorsale d'*Iberovaranus catalaunicus* appartient certainement aux Varanidae. Elle diffère de celle de *Varanus* par son arc neural plus allongé, par son condyle moins fortement dilaté transversalement, et porté par une collerette (d'origine centrale) beaucoup moins nette. Elle se distingue de *Saniwa* par l'absence de pseudozygosphène et de pseudozygantrum. Ce dernier caractère ayant été admis comme diagnosique des Saniwinae, il semble qu'on doive rattacher *Iberovaranus* aux Varaninae, dont il représenterait le genre le moins spécialisé.

Varanus Merrem, 1820.

Varanus cf. **hofmanni** Roger, 1898.

Matériel : Une vertèbre dorsale du Musée de Sabadell (sans n°) provenant du Vallésien (= « Pontien » inférieur) de Sant Miquel del Taudell, près Tarrasa (Catalogne) : fig. 3.

Le gisement de Sant Miquel del Taudell, près Tarrasa, se situe également dans le bassin du Vallés-Penedés. Il a livré les Mammifères suivants, d'après M. Crusafont (lettre du 10 mars 1967) :

Cricetodon sp.
Prolagus oeningensis (Meyer)
Ictitherium robustum Gaudry
Hyaenictis almerae Villalta & Crusafont
Deinotherium bavaricum Meyer
Turicius turicensis (Schinz)
« *Rhinoceros* » sp.
Aceratherium sp.
Hipparion catalaunicum Pirlot
Suidé cf. *Hyotherium*
Euprox dicranocerus (Kaup)
Micromeryx flourensianus Lartet
Palaeotragus sp.
Protragocerus sp.

Notons aussi que le gisement type de *Hispanopithecus laietanus* Villalta & Crusafont se situe au voisinage et correspond au même niveau fossilifère.

Cet ensemble appartient au Vallésien supérieur que divers auteurs (GROMOVA, 1952, HOFFSTETTER *in* GOUVERNET, 1958), sous ce nom ou sous un autre, considèrent comme le sommet du Miocène. Rappelons à ce sujet que le Vallésien, défini précisément dans le Vallés-Penedés par CRUSAFONT, correspond au « Pontien » inférieur des auteurs ouest-européens, et au Chersonien-Méotien d'Europe orientale. Il est caractérisé par l'arrivée des premiers Hipparions dans une faune à cachet encore nettement miocène. Il est recouvert par le Torulien = Pikermien = « Pontien » supérieur, souvent attribué au Pliocène [1].

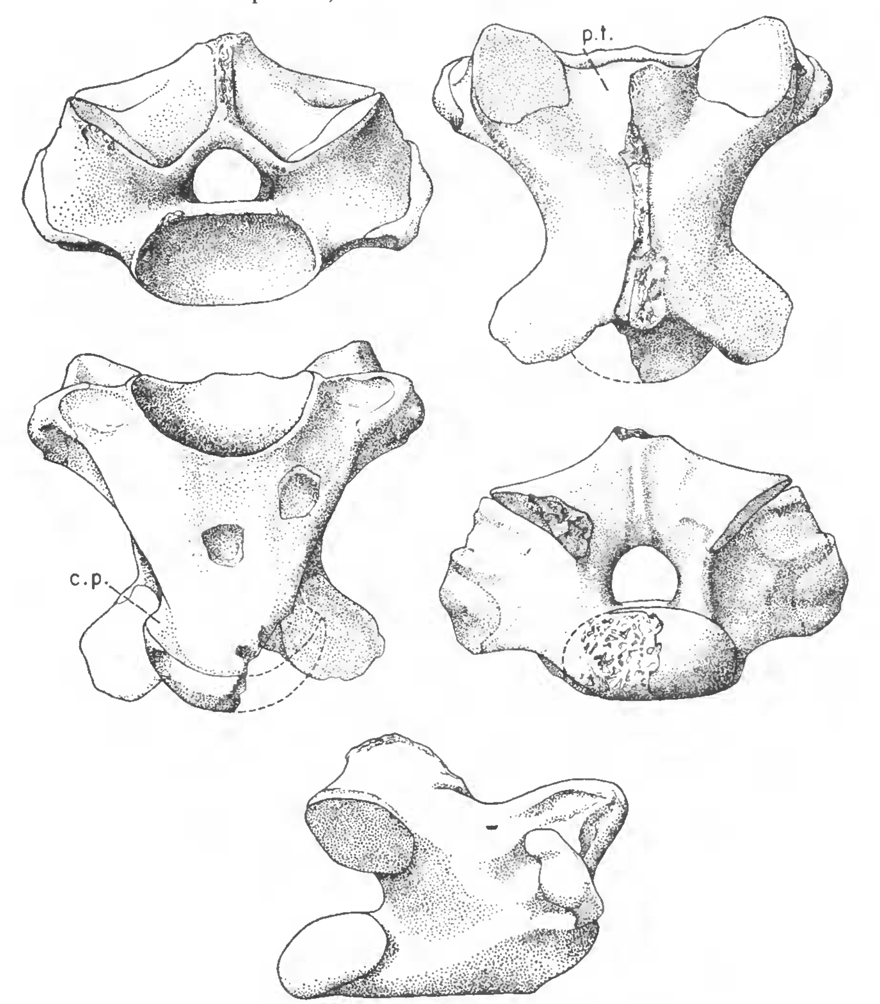


FIG. 3. — *Varanus* cf. *hofmanni* Roger, Vallésien de Sant Miquel del Taudell (Vallés-Penedés). Vertèbre dorsale, × 2,5. Vues antérieure, dorsale, ventrale, postérieure et latérale.
c.p., collerette précondylaire ; *p.t.*, pars tectiformis arcûs vertebrae.

1. Certains auteurs placent la limite Miocène-Pliocène à la base du Vallésien, d'autres au sommet du Pikermien : voir à ce sujet GOUVERNET (1958) et THENIUS (1959).

Récemment, M. Crusafont a récolté, dans le Vallésien supérieur de Sant Miquel del Taudell, une vertèbre isolée (fig. 3), assez complète, bien que la neurépine et une partie du condyle soient brisés. Elle s'accorde parfaitement avec le genre *Varanus* et sa détermination générique ne fait aucun doute.

D'après la forme et le développement des synapophyses, il d'agit d'une vertèbre dorsale antérieure, et plus précisément de la 3e ou 4e dorsale. Toutefois la face ventrale du centrum, constituée par une bande médiane subplane bordée par deux pans triangulaires légèrement inclinés, suggérerait une position plus postérieure. Il semble cependant que le premier critère soit plus significatif.

Chez les Varans actuels, la morphologie vertébrale est assez constante d'une espèce à l'autre ; les proportions varient surtout avec la taille et avec la position de la vertèbre dans le rachis. De sorte qu'une étude biométrique nécessiterait un énorme matériel de comparaison.

Cependant, la vertèbre vallésienne présente une caractéristique qui mérite d'être soulignée : les dépressions de l'arc neural, qui débutent entre les prézygapophyses et la pars tectiformis, et qui convergent vers l'arrière, sont très accusées et ont un fond anguleux. Par ce caractère, la pièce fossile se distingue de toutes les espèces actuelles observées (*V. griseus*, *V. niloticus*, *V. exanthematicus*, *V. bengalensis*, *V. salvator*, *V. komodoensis*, *V. varius* et *V. gouldii*), où les dépressions sont moins profondes et ont un fond moins anguleux, de sorte que la pars tectiformis est moins bien délimitée. En revanche, sur la base de ce critère, la pièce fossile s'accorde bien avec les restes de *Varanus* récoltés à La Grive-Saint-Alban (Vindobonien supérieur), à Vieux-Collonges (Helvétien inférieur), à Artenay (Burdigalien moyen) et aussi, autant qu'on en puisse juger par les figures, avec le matériel type de *Varanus hofmanni* Roger, 1898, figuré par Roger (1900, Taf. III, fig. 12-14) et provenant du Vindobonien supérieur de Stäztling. Il est possible que la forme vallésienne appartienne à l'espèce *V. hofmanni*, mais je crois plus prudent de la désigner comme *V.* cf. *hofmanni* jusqu'à ce qu'une comparaison directe ait pu être faite avec le matériel original de Stätzling.

Le tableau suivant donne les dimensions de la pièce vallésienne, celles, d'après Roger, des deux vertèbres dorsales de Stätzling sur lesquelles a été fondé *V. hofmanni*, et celles des deux vertèbres de La Grive les plus conformes morphologiquement avec celle de Catalogne, et illustrant les tailles extrêmes observées.

	V. cf. *hofmanni* Vallès	*V. hofmanni* Stätzling		*V.* cf. *hofmanni* La Grive	
Longueur de l'arc neural	17,5	18,0	16,5	22,4	13,0
Longueur du centrum	17,7			22,2	13,6
Longueur, du bord post du cotyle au sommet du condyle	13,2	15,0	12,0	15,6	10,4
Longueur utile du centrum (fond du cotyle — sommet du condyle)	12,4			14,7	9,0
Largeur sur les synapophyses	21,5	22,0	20,0	26,4	
Largeur sur les prézygapophyses	17,2			21,0	13,3
Largeur minima de l'arc neural	10,0			12,3	7,2
Largeur sur les postzygapophyses	16,0	19,0	16,5	20,0	10,5
Largeur du cotyle	10,0	13,0	12,0	12,8	9,0
Largeur de la constriction précondylaire	7,0			9,1	5,7
Largeur du condyle	9,2			11,5	7,5
Épaisseur du condyle	4,9			6,3	3,7

On voit que la pièce vallésienne se situe à l'intérieur des échelles de tailles observées à Stätzling et à La Grive. Elle correspond à un animal de 1,20 à 1,30 m de long. Si l'on admet la proportionnalité simple, les pièces récoltées à La Grive indiquent des animaux de 1 m à 1,60 m, celles d'Artenay donnent 1 m et 1,30 m comme estimations extrêmes.

Notes sur l'histoire des Varanidae.

1) Varanidae du Crétacé supérieur.

Les plus anciens Varanidae connus remontent au Crétacé supérieur et ont été recueillis en Amérique du Nord et en Asie orientale. On en a tiré des conclusions, un peu hâtives, sur la localisation du berceau de la famille ; en fait, nos connaissances sur les faunes néocrétacées des divers continents sont trop incomplètes pour permettre une conclusion. De toute façon, les restes jusqu'ici décrits posent encore des problèmes.

Le genre *Parasaniwa* Gilmore, 1928, fondé sur des fragments de dentaires trouvés en Amérique du Nord, a été rapporté par son auteur à la famille des Varanidae. Estes (1964) a fait connaître d'autres documents : dentaire complet, maxillaire, pariétal et frontal. Ce nouveau matériel l'a conduit à créer une famille distincte, les Parasaniwidae, où il a placé aussi un nouveau genre, *Paraderma*. Son interprétation paraît parfaitement justifiée. J'ajouterai même que, par certains caractères importants (forme du maxillaire et de l'échancrure nasale, présence d'ostéodermes craniens), la famille des Parasaniwidae s'accorde mieux avec les Necrosauridae (Paléocène-Oligocène d'Europe) qu'avec les Varanidae. Il est peu probable que ces derniers puissent en dériver, à moins d'admettre que la réduction des nasaux et le recul des narines se soient produits indépendemment chez les Varanidae d'une part, chez les Aigialosauridae, Dolichosauridae et Mosasauridae d'autre part.

Le genre *Palaeosaniwa* Gilmore, 1928, également nord-américain (Canada et Montana) a été fondé sur quelques rares vertèbres dorsales. Bien que le condyle soit dilaté (mais peu incliné), la vertèbre type de *P. canadensis*, d'après la figure, évoque autant les Anguidae Placosaurinae (Hoffstetter, 1943) que les Varanidae : en particulier le centrum lui-même ne s'élargit pas en arrière de la constriction précondylaire. Cependant, selon McDowell & Bogert (1954, p. 53), qui ont vu les spécimens originaux, ceux-ci « although definitely platynotan, are not positively varanid ». Finalement Estes (1964, pp. 135-137, fig. 66) attribue à la même espèce une dent typiquement varanoïde, mais sans donner les preuves ou les arguments en faveur de cette attribution. Il est donc possible — mais, à mon sens, non pleinement démontré — que *Palaeosaniwa* soit bien un Varanidé.

De Mongolie a été décrit *Telmasaurus* Gilmore, 1943, à partir de divers éléments craniens, d'un fragment de mâchoire avec dents et de vertèbres incomplètes. L'ensemble est très varanoïde et Gilmore y relève des arguments pour placer le genre parmi les Varanidae Saniwinae. C'est, en fait, le plus ancien représentant certain de la famille.

D'autres genres néocrétacés, parfois rapportés aux Varanidae, occupent une position encore incertaine.

En ce qui concerne *Chilingosaurus* Young, 1961, du Chiling (Chine), connu par une hémimandibule incomplète, son rattachement aux Varanidae proposé par son auteur et admis par Romer (1966), appelle les plus expresses réserves. L'attribution n'est d'ailleurs appuyée que sur les « pointed and loosely situated teeth ». Mais, aussi bien les dents que les divers éléments mandibulaires connus présentent avec les Varanidae des différences morphologiques évidentes ; il serait nécessaire, cependant, d'observer la pièce originale ou de meilleures figures pour discuter les affinités réelles du genre. On notera toutefois que, d'après Young lui-même, il n'y a pas de charnière intramandibulaire, ce qui suffit à exclure le rattachement aux Varanidae.

Rappelons enfin que *Pachyvaranus* Arambourg (1952, pp. 288-291, fig. 57 et pl. XLI), du Crétacé supérieur du Maroc, a été rattaché avec réserves par Romer (1966, p. 367) aux Varanidae. Arambourg le plaçait dans les Aigialosauridae. J'ai déjà dit (Hoffstetter, 1955, p. 629) qu'il représentait probablement une famille propre et O. Kuhn (1961, p. 45 ; 1966, p. 58) a proposé le nom de Pachyvaranidae en le fondant d'ailleurs, par un lapsus calami, sur « *Palaeovaranus* Arambourg 1952 » (*sic*). Il ne peut en tout cas s'agir de Varanidae, car les vertèbres sont très particulières : arc neural à zygapophyses peu divergentes, à étrécissement accusé et occupant une position reculée ; centrum gonflé, pachyostotique, fortement étréci vers l'arrière, sans constriction précondylaire ; condyle et cotyle relativement petits, non dilatés transversalement et peu inclinés.

2) Varanidae du Paléogène.

Les Varanidae du Paléogène comprennent essentiellement le genre *Saniwa* Leidy 1870, type de la sous-famille des Saniwinae. On en connaît pratiquement tout le squelette (voir Gilmore, 1928) ; les vertèbres sont caractérisées notamment par la présence d'un pseudozygosphène et d'un pseudozygantrum. *Saniwa* a vécu en Amérique du Nord, du Paléocène (selon Romer, 1966) à l'Oligocène moyen. On le connaît aussi en Europe occidentale (Dormaal = « Orsmael », Erquelinnes, Cuis, Monthelon), mais uniquement dans l'Eocène inférieur ; il a dû y arriver par migration, bien qu'aucun témoin ne vienne encore jalonner la voie suivie.

Provaranosaurus Gilmore, 1942, du Paléocène du Wyoming, n'est pas un Varanidé, quoi qu'en ait dit son auteur. Déjà McDowell & Bogert (1954, p. 53) l'ont rejeté en s'appuyant sur les dents à couronne non recourbée distalement, à section ronde et à base non striée, ainsi que sur le nombre élevé des foramens maxillaires. J'y ajoute, comme caractère très important, le fait que l'échancrure nasale du maxillaire n'est pas prolongée vers l'arrière. Romer (1966, p. 367) classe ce genre dans les Parasaniwidae, mais la forme et l'absence d'ornementation des dents ne permettent pas d'adopter cette position.

Rappelons enfin que selon Romer (1966, p. 367), les Parasaniwidae, avec *Parasaniwa*, auraient survécu en Amérique du Nord jusque dans l'Eocène. Par ailleurs, une autre famille varanoïde, les Necrosauridae, apparemment alliée aux Parasaniwidae (voir plus haut), a occupé l'Europe du Paléocène (supérieur) à l'Oligocène.

3) Le genre **Iberovaranus**. Répartition géographique et stratigraphique. Origine possible.

Jusqu'ici la vertèbre type d'*Iberovaranus catalaunicus* représente le seul matériel du genre qui ait été recueilli en Espagne.

Dans le bassin de Lisbonne (Portugal), M. Telles Antunes a récolté quelques restes de Squamates qui seront décrits prochainement dans une note commune. Deux gisements, attribués à l'Helvétien inférieur d'après les faunes marines sus- et sous-jacentes, ont livré des vertèbres qui s'accordent bien, au moins génériquement, avec la forme catalane.

D'autre part, une vertèbre de Varanidé a été récoltée par L. Ginsburg dans l'Helvétien inférieur de Pontigné (M. & L.). Malheureusement le condyle est brisé, de sorte qu'il est difficile de décider s'il s'agit d'un *Iberovaranus* ou d'un *Varanus*, encore que le cotyle, particulièrement large et bas, suggère plutôt le dernier genre.

Enfin le Miocène (inférieur d'après R. Lavocat) du Kenya a livré quelques restes de Squamates que le Dr. Leakey a bien voulu me confier. Deux vertèbres, malheureusement incomplètes, appartiennent aux Varanidae. Il peut s'agir d'un *Iberovaranus*, mais plutôt d'un *Varanus* primitif (taille modeste, avec arc neural étroit, condyle modérément dilaté).

Il apparaît donc que, jusqu'à présent, les seuls restes certains d'*Iberovaranus* soient confinés dans la péninsule ibérique. Leur présence en Catalogne et au Portugal tend à prouver que le genre a occupé une grande partie ou même la totalité de la péninsule. Il y a vécu au moins pendant le Burdigalien supérieur et l'Helvétien inférieur.

Il est hautement probable qu'*Iberovaranus* descend, directement ou non, de *Saniwa*, puisqu'on ne connaît pas d'autres Varanidae dans le Paléogène. Mais divers modes de dérivation peuvent être envisagés :

a) Géographiquement, les *Saniwa* les plus proches sont ceux de France et de Belgique. Mais ceux-ci ne sont connus que dans l'Eocène inférieur. Les gisements datés de l'Eocène moyen et supérieur, de l'Oligocène et du Burdigalien inférieur n'ont pas encore livré de Varanidae. Or certains de ces gisements sont riches, notamment Lissieu (Eocène moyen), les Phosphorites du Quercy (Eocène supérieur — Oligocène), Boutersem (Oligocène inférieur), Coderet (Stampien supérieur), Saint-Gérand (Aquitanien), etc. Il est donc difficile d'admettre que la filiation ait pu avoir lieu dans ces territoires, sans y laisser de traces.

b) Si, comme les faits semblent l'indiquer, les Saniwinae n'ont pas survécu en Europe au-delà de l'Eocène inférieur, *Iberovaranus* serait alors un immigrant. Mais il n'est guère possible de situer son berceau en Asie, d'où sont arrivés, également au Miocène inférieur, de vrais *Varanus* (voir plus loin). Une origine africaine d'*Iberovaranus* n'est pas plus vraisemblable : le seul Varanidé préquaternaire connu en Afrique, celui du Kenya, est aussi ancien qu'*Iberovaranus*, mais semble déjà plus spécialisé.

c) Il est enfin possible que les Saniwinae, après s'être éteints très tôt en France et en Belgique, se soient réfugiés en Espagne, où ils auraient pu donner naissance au genre *Iberovaranus*. L'hypothèse est d'autant plus vraisemblable qu'elle s'accorde avec le rôle de refuge joué par la péninsule ibérique en ce qui concerne les Mammifères (voir travaux de Crusafont). Cependant elle requiert, dans

le cas présent, une preuve paléontologique car aucun document n'atteste la présence de Varanidae anté-miocènes en Espagne. Cela peut être dû, il est vrai, à la relative rareté et à la pauvreté des gisements éocènes et oligocènes ibériques.

4. Ancienneté du genre **Varanus.**

Le genre *Varanus* n'est pas connu en dehors de l'Ancien Monde. Ses plus anciens représentants remontent au Miocène d'Europe occidentale, et peut-être d'Afrique.

Varanus hofmanni Roger (1898, pp. 386-388), des Dinotheriensande de Stätzling, a été fondé sur deux vertèbres dorsales et une cervicale (celle-ci mal interprétée par Roger), figurées par le même auteur (Roger, 1890, Taf. 3, fig. 12-14). L'âge géologique, immédiatement antérieur à l'arrivée d'*Hipparion*, correspond au Tortonien supérieur ou Vindobonien terminal des géologues d'Europe occidentale, ou au Sarmatien de Papp et Thenius (voir Thenius, 1959).

Les argiles sidérolithiques de La Grive-Saint-Alban, de même âge, ont livré des reste de Varans signalés par Jourdan dès 1865, puis par Fejérváry (1918, 1935 : identification erronée avec *Necrosaurus cayluxi* Filhol) et par Hoffstetter (1943). Il s'agit bien du genre *Varanus*, peut-être représenté par deux espèces : l'une est probablement *V. hofmanni* ; l'autre montre, à taille égale, des vertèbres plus allongées.

Des vertèbres très semblables aux précédentes (*V.* cf. *hofmanni*) ont été recueillies dans les fentes du Mont-Ceindre (= Vieux-Collonges), dont l'âge de remplissage a prêté à discussion. Pendant longtemps, il était admis que ce gisement était contemporain de celui de La Grive. Cependant, m'appuyant sur la présence d'un Serpent Eryciné inconnu à La Grive, j'ai été amené (Hoffstetter, 1955, 1958) à supposer que le remplissage de Vieux-Collonges avait dû commencer plus tôt, peut-être au Burdigalien. Par la suite, l'étude des Mammifères conduisait P. Mein (1958) à vieillir tout le gisement, et à l'attribuer au Burdigalien supérieur ou à l'Helvétien inférieur. C'est ce dernier âge qui est actuellement accepté par la plupart des auteurs.

Rappelons que (voir plus haut) la vertèbre de Varanidé recueillie par L. Ginsburg dans l'Helvétien inférieur de Pontigné pourrait appartenir à un vrai Varan. Mais, de toute façon, sa morphologie indique une espèce propre, distincte de celles du Tortonien.

Il est particulièrement intéressant de signaler ici, dans les récoltes de L. Ginsburg à Artenay (Loiret), la présence de vertèbres dorsales, sacrées et caudales, appartenant à un vrai Varan, très proche de ceux de Vieux-Collonges, La Grive, etc., c'est-à-dire de *Varanus* cf. *hofmanni*. Or le gisement, attribué par L. Ginsburg au Burdigalien moyen, est bien daté, notamment par les Proboscidiens (première apparition en Europe d'un Mastodonte, *Trilophodon angustidens* ; absence de *Deinotherium*). C'est approximativement le même âge que celui de Can Mas. Mais le Varanidé d'Artenay est indiscutablement un *Varanus*, le plus ancien représentant du genre actuellement connu.

Les autres restes de *Varanus* signalés en Europe correspondent à des âges plus récents : Vallésien de Catalogne, Pikermien de Grèce, Quaternaire de Hongrie et d'Italie.

En résumé, *Varanus* apparaît en Europe au Miocène, dès le Burdigalien, et s'y maintient jusque dans le Quaternaire.

En Afrique, comme il a déjà été dit, le seul gisement pré-quaternaire d'où

je connaisse des Varanidae correspond au Miocène (inférieur selon R. Lavocat) du Kenya. Bien qu'on ne puisse exclure son attribution à *Iberovaranus*, je pense qu'il s'agit plutôt d'un *Varanus* primitif, de taille modeste (arc neural de 10 mm de long, ce qui suggère une longueur de quelque 70 cm pour l'animal), de toute façon distinct de *V. hofmanni*.

En Asie, les Varanidae tertiaires les plus anciens signalés jusqu'ici proviennent du Pliocène inférieur des Siwaliks : il s'agit de *Varanus*. En fait, notre information sur ce continent est encore très insuffisante et l'on ne peut considérer comme démontrée l'absence de Varanidae dans des niveaux plus anciens.

En Australie, c'est au Pliocène et au Pléistocène que l'on rapporte les Varanidae géants, connus sous le nom de *Megalania* (genre propre, ou sous-genre de *Varanus*) : on y observe un pseudozygosphène, qui est probablement une néoformation et non un héritage de *Saniwa*.

5. Origine du genre **Varanus**.

Un énorme hiatus stratigraphique séparant, en Europe, les restes de *Saniwa* (Eocène inférieur) et ceux de *Varanus* (Miocène-Quaternaire), j'avais d'abord pensé (Hoffstetter, 1943) que le dernier genre devait être un descendant des Saniwinae nord-américains (Paléocène-Oligocène), différencié en Asie et arrivé par migration en Europe au Miocène.

La découverte d'*Iberovaranus* apporte un élément nouveau important. Puisque ce genre est postérieur à *Saniwa* et moins spécialisé que *Varanus*, on peut se demander s'il n'est pas l'ancêtre direct de ce dernier. Dans une telle hypothèse, on pourrait aller jusqu'à supposer que l'Espagne, après avoir été un refuge pour les Varanidae, aurait pu être le berceau et le centre de dispersion de *Varanus*. Mais la plus grande prudence s'impose. Nous venons de voir en effet que, dès le Miocène inférieur, c'est-à-dire au moment où *Iberovaranus* habitait la péninsule ibérique, de vrais *Varanus* étaient installés en France. Cela ne concorde pas avec l'hypothèse d'une dérivation d'un genre à l'autre. Il est plus probable, comme je l'avais d'abord supposé, que *Varanus* soit originaire d'Asie [1], son arrivée en Europe, au Miocène, aurait pu être la cause de l'extinction d'*Iberovaranus*, moins spécialisé.

6. Histoire des Varanidae.

Sans éclairer complètement l'histoire des Varanidae, les récentes découvertes permettent d'en préciser les grandes lignes.

La présence, dès le Crétacé supérieur, de vrais Varanidae en Amérique du Nord, bien que très probable, n'est pas encore fermement établie (problème de *Palaeosaniwa*). En revanche, *Telmasaurus*, du Crétacé supérieur de Mongolie, s'accorde bien avec les Varanidae : c'est le plus ancien représentant raisonnablement certain de la famille.

Saniwa, au Paléogène, dérive de *Telmasaurus* ou de genres apparentés. Il a occupé l'Amérique du Nord jusqu'à l'Oligocène. Le même genre a probablement vécu en Asie durant tout ou partie du Paléogène (à démontrer). Il a atteint l'Europe à l'Eocène inférieur.

1. Je ne crois pas possible d'envisager une origine africaine, bien que le Varanidé du Miocène inférieur du Kenya soit relativement primitif. En effet, on ne connaît en Afrique aucun élément antémiocène qui pourrait être la souche de Varanidae.

Les Saniwinae d'Europe occidentale (peut-être concurrencés par *Necrosaurus*) ont dû se réfugier très tôt dans la Péninsule ibérique, où ils auraient donné naissance à *Iberovaranus* (Miocène inférieur).

Parallèlement, c'est à partir de Saniwinae asiatiques (à découvrir) qu'a pu se différencier le genre *Varanus*, arrivé en Europe occidentale au Burdigalien, en même temps que la faune à *Anchitherium*. Ce genre a finalement pénétré en Espagne (au Vallésien) où il a provoqué l'extinction d'*Iberovaranus*.

Le même genre *Varanus*, mais à un stade plus primitif, a pénétré en Afrique au Miocène inférieur, grâce à la communication qui a permis le passage (dans l'autre sens) des Proboscidiens.

Ce schéma cherche à serrer au plus près la totalité des faits connus ; il comporte encore bien des hypothèses de travail, qui devront être confirmées ou corrigées.

Rappelons aussi que, au Crétacé supérieur et plus tard, d'autres familles Varanoïdes terrestres ont tenté des radiations plus ou moins fructueuses. Ce sont notamment les Parasaniwidae nord-américains et les Necrosauridae européens, tous éteints avant la fin du Paléogène. Ce sont aussi les Helodermatidae et les Lanthanotidae, qui ont survécu jusqu'à nos jours, mais ne constituent guère que des relictes.

Résumé.

Aucun Varanidae n'avait encore été signalé en Espagne. A partir de récoltes faites par le Prof. Crusafont, de Barcelone, sont décrits : *Iberovaranus catalaunicus* gen. et sp. nov., du Budigalien supérieur, et *Varanus* cf. *hofmanni* Roger, du Vallésien de Catalogne.

Une vue d'ensemble de l'histoire des Varanidae à l'échelle mondiale est esquissée, en tenant compte de récoltes inédites, notamment en France et en Afrique orientale. *Iberovaranus* est interprété comme un descendant des *Saniwa* ouest-européens, réfugié dans la péninsule ibérique. *Varanus*, probablement originaire d'Asie, est arrivé en Europe au Burdigalien moyen (Artenay) ; sa pénétration en Espagne a provoqué l'extinction d'*Iberovaranus*. C'est aussi au Miocène inférieur que les Varanidae ont pénétré en Afrique (gisement du Kenya).

Institut de Paléontologie du Muséum.

BIBLIOGRAPHIE

Arambourg, C. & J. Signeux, 1952. — Les Vertébrés fossiles des gisements des phosphates (Maroc, Algérie, Tunisie). *Serv. Géol. Maroc, Notes et Mém.*, **92**, 372 pp., 62 fig., 46 pl.

Crusafont, M. & J. F. de Villalta, 1952. — Sobre los pequeños reptiles y anfibios del Mioceno del Vallés-Penedés. *Est. Geol. Inst. Lucas Mallada*, **16**, pp. 213-223.

— Truyols. J., 1954. — Sinopsis estratigráfico-paleontológica del Vallés-Penedés. *Arrahona*, Sabadell, 15 pp., 1 fig.

— Villalta, J. F. & J. Truyols, 1955. — El Burdigaliense continental de la cuenca del Vallés-Penedés. *Mem. y Com. Inst. Geol., Diput. Prov. Barcelona*, **12**, 272 pp., 55 fig., 11 lám., 3 mapas.

Estes, R., 1964. — Fossil Vertebrates from the Late Cretaceous Lance formation, Eastern Wyoming. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, **49**, 180 pp., 73 fig., 5 pl.

Fejérváry, G.-J. de, 1918. — Contributions to a monography on fossil Varanidae and on Megalanidae. *Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung.*, **16**, pp. 341-467, 37 fig., 2 pl.

— 1935. — Further contributions to a monograph of the Megalanidae and fossil Varanidae — with notes on recent Varanians. *Ibid.*, **29**, 230 pp., 8 fig., 14 pl.

Fejérváry-Lángh, A. M. von, 1923. — Beiträge zu einer Monographie der fossilen Ophisaurier. *Palaeont. Hung.*, **1**, pp. 123-220, 43 fig., 5 Taf.

Gilmore, C. W., 1928. — Fossil Lizards of America. *Mem. Nat. Acad. Sci.*, **22**, 3, ix + 201 pp., 106 fig., 27 pl.

— 1942. — Paleocene faunas of the Polecat Bench formation, Park County, Wyoming, pt. II, Lizards. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, **85**, pp. 159-167, 12 fig.

— 1943. — Fossil Lizards of Mongolia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **81**, 4, pp. 361-384, 22 fig., pl. LII.

Gouvernet, Cl., 1958. — La limite supérieure du Miocène. (Rapport). *C. R. Congr. Soc. Sav. Aix-Marseille, Sciences, colloque Miocène*, pp. 351-369.

Gromova, V., 1952. — Le genre Hipparion (en russe). *Trav. Inst. Paléozool. Acad. Sci. U.R.S.S.*, **36**, 473 pp., 136 pl.

Hoffstetter, R., 1943. — Varanidae et Necrosauridae fossiles. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2e sér.), **15**, 3, pp. 134-141.

— 1955. — Sur les Boïdés fossiles de la sous-famille des Erycinés. *C. R. Séances Ac. Sci.*, Paris, **240**, pp. 644-645.

— 1955 *a*. — Squamates de type moderne. *Traité de Paléontologie* (Dir. J. Piveteau), **5**, pp. 606-662, 26 fig.

— 1958. — Les Squamates (Sauriens et Serpents) du Miocène français. *C. R. Congr. Soc. Sav. Aix-Marseille, Sciences, colloque Miocène*, pp. 195-200.

— 1962. — Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates. *Colloques intern. C.N.R.S.*, **104** (Problèmes actuels de Paléontologie, Paris 1961), pp. 243-279.

Kuhn, O., 1961. — Die Familien der rezenten und fossilen Amphibien und Reptilien. In-8°, 79 pp., Bamberg.

— 1966. — Die Reptilien. In-8°, 154 pp., 33 fig., Krailling bei München.

McDowell, S. B. & Ch. M. Bogert, 1954. — The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the Anguinomorphan Lizards. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **105**, 1, 142 pp., 43 fig., 16 pl.

Mein, P., 1958. — Les Mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, **5**, 122 pp., 171 fig.

Roger, O., 1898. — Wirbelthierreste aus dem Dinotheriensande, II. Theil. *Bericht Naturwiss. Ver. Schwaben u. Neuburg in Augsburg*, **33**, pp. 385-396.

— 1900. — Id., III. Theil. *Ibid.*, **34**, pp. 53-70, Taf. I-III.

Romer, A. J., 1966. — Vertebrate Paleontology. 3e éd., 1 vol. in-4°, viii × 468 pp., 443 fig., 4 tables.

Thenius, E., 1959. — Probleme der Grenzziehung zwischen Miozän und Pliozän. *Anz. math-nat. Kl. Oesterr. Akad. Wiss.*, Jahrg. 1959, **6**, pp. 110-120.

Young, C. C., 1961. — On two new fossil Lizards of China. *Vert. palasiatica*, **5**, 2, pp. 115-121, 1 pl.